OBSERVATIONS SUR LES OSTÉODERMES ET LA CLASSIFICATION DES ANGUIDÉS ACTUELS ET FOSSILES (REPTILES, SAURIENS)

Par ROBERT HOFFSTETTER

Comme l'ont reconnu les anciens auteurs (voir Boulenger, 1885), on distingue, parmi les Anguidés modernes, deux groupes principaux, caractérisés par l'absence ou la présence d'un repli longitudinal formé par la peau des flancs. Ce repli latéral est absent chez les genres actuels Diploglossus, Celestus (parfois réuni au précédent), Sauresia, Wetmorena, Ophiodes et Anguis. Il est présent chez Gerrhonotus (incl. Elgaria et Barisia), Abronia, ? Coloptychon 1, et Ophisaurus (incl. Pseudopus, Dopasia et Hyalosaurus).

Il est difficile de faire une telle distinction chez les formes fossiles, où la présence d'un repli latéral n'est pas, en général, directement contrôlable.

McDowell et Bogert (1954, p. 130 et fig. 43) ont eu le mérite de proposer une classification de la famille en utilisant quelques caractères ostéologiques, et surtout la forme des ostéodermes. Ils ont reconnu les deux groupes précédents, mais les ont subdivisés. Dans le premier (sans replis latéraux), ils distinguent les **Diploglossinae** (formes américaines modernes, dont ils rapprochent le genre fossile Xestops) et les « Anguininae », ou mieux Anguinae (seul genre Anguis). Le second groupe constitue la sous-famille des Gerrhonotinae, dans laquelle sont placés les genres fossiles Peltosaurus, Placosauriops, Placosauroides, et aussi Propseudopus, Parapseudopus et Ophisauriscus, ces trois derniers étant rattachés à Ophisaurus. En outre, les auteurs admettent une sous-famille des Glyptosaurinae (seu Placosaurinae), éteinte, groupant le genre européen Placosaurus (incl. Placotherium) et son probable synonyme nord-américain Glyptosaurus (incl. Helodermoides).

Si l'on met à part la position de Xestops (qui est pour moi un Gerrhonotiné) et le rattachement un peu hâtif de certains genres fossiles à Ophisaurus, les conclusions de McDowell et Bogert paraissent légitimes, encore que je préfèrerais ne retenir que deux sous-familles :

^{1.} Coloptychon Tihen 1949, au status mal défini, est fondé sur un individu unique de « Gerrhonotus » rhombifer Peters 1877 (Panama), probablement juvénile, qui n'est connu que par la description originale et celle de Bocourt, en 1878.

Anguinés s.l. (incl. Diploglossinés) et Gerrhonotinés s.l. (incl. Placosaurinés).

Par contre, les diagnoses données par les mêmes auteurs pour leurs sous-familles ne me paraissent pas acceptables, notamment en ce qui concerne les ostéodermes. Il semble que McDowell et Bogert aient été très influencés par la comparaison des fossiles Peltosaurus (qu'ils placent légitimement dans les Gerrhonotinés) et Xestops (qu'ils réunissent abusivement aux Diploglossinés et qu'ils traitent pratiquement comme le type de cette sous-famille). De sorte que les caractères qu'ils attribuent aux ostéodermes des Diploglossinés (« osteoderms heavy, imbricate laterally, as well as anteriorly and posteriorly, with beveled lateral borders, rectangular in form ») sont ceux de Xestops, mais non ceux des authentiques Diploglossinés (Diploglossus, etc...). De même, les caractères des ostéodermes de Peltosaurus (« lateral edge not beveled, sutured to one another laterally ») ne représentent qu'un cas particulier et ne peuvent être étendus à l'ensemble des Gerrhonotinés.

Formes modernes

Grâce à un matériel du Laboratoire d'Herpétologie du Muséum, obligeamment confié par le Professeur Guibé, j'ai pu examiner les ostéodermes de la plupart des genres et des sous-genres actuels, représentés en général par diverses espèces, dont le générotype. Je me bornerai ici à considérer les éléments de la cuirasse du trone, illustrés par des prélèvements effectués dans les régions mediodorsale, latérodorsale, latéroventrale et medioventrale.

Ces ostéodermes sont toujours simples (par opposition à ceux, composés, des Scincidés) et recouverts chacun par une écaille épidermique. Leur face externe montre en avant une surface lisse (aire basale ou surface de glissement = gliding surface des auteurs anglais = Gleitfläche des allemands, notamment de Schmidt 1914), sur laquelle s'appuie et glisse l'ostéoderme de la rangée précédente; cette surface est limitée en arrière par un rebord, contre lequel s'appuie la base de l'écaille épidermique; celle-ci recouvre le reste, diversement ornementé, de la face externe de l'ostéoderme. La forme de celui-ci varie beaucoup, comme aussi les caractères de ses bords latéraux qui peuvent être simplement amincis ou taillés en biseau (nous verrons qu'il existe un troisième type chez les fossiles, avec des identations permettant une suture latérale entre ostéodermes voisins). De plus l'épaisseur de l'ostéoderme est souvent parcourue par des canaux nourriciers qui peuvent (ou non) s'étendre vers l'avant sous l'aire basale de glissement.

Dans l'ensemble, on distingue aisément deux groupes, qui correspondent précisément à la présence ou à l'absence du repli latéral cutané. Dans l'un de ces groupes (Gerrhonotinés, à repli latéral : fig. 1, Gi, Oh) 1, les ostéodermes dorsaux sont quadrangulaires et disposés en cein-

^{1.} Je n'ai figuré qu'une espèce de Gerrhonotus, mais on notera que les caractères des ostéodermes sont bien concordants dans les trois sous-genres (Gerrhonotus s.s., Elgaria et Barisia), dont j'ai examiné les subgénérotypes.

tures ou bandes transversales, un peu comme chez les Tatous. Dans chaque plaque osseuse, l'aire basale, rectangulaire, est limitée en arrière par un rebord rectiligne. Les bords latéraux sont taillés en biseau, ménageant des facettes de jonction latérales (Anschlussflächen de Schmidt),

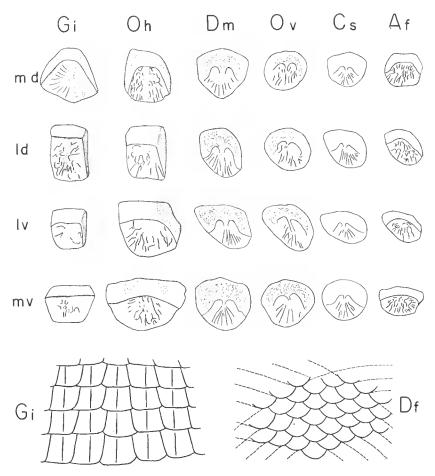


Fig. 1. — En haut : ostéodermes médiodorsaux (md), latérodorsaux (ld), latéroventraux (lv), et médioventraux (mv) chez Gerrhonotus (Barisia) imbricatus Wiegm. (Gi), Ophisaurus harti Blg. (Oh), Diploglossus monotropis Wiegm. (Dm), Ophiodes vertebralis Bocourt (Ov), Celestus striatus Gray (Cs) et Anguis fragilis (Af), \times 3,5.

En bas : revêtement ostéodermique dorsal chez Gerrhonotus (Barisia) imbricatus Wiegm. (Gi) et chez Diploglossus fasciatus Fitz. (Df), \times 3,5.

de sorte que chaque ostéoderme dorsal chevauche son voisin du côté mésial et est lui-même chevauché du côté latéral. Le caractère est d'autant plus net que l'ostéoderme est plus épais; il est particulièrement prononcé chez *Ophisaurus apodus* où il a déjà été souligné par Schmidt (1914). L'ostéoderme mediodorsal, chevauché des deux côtés, a un con-

tour trapézoïdal, avec des bords latéraux divergents vers l'arrière; de ce fait, les ostéodermes latérodorsaux, rectangulaires ou parallélogrammiques, sont obliques par rapport à l'axe du corps; il en résulte que, lorsqu'ils portent une crête longitudinale, celle-ci n'occupe pas une position axiale mais oblique (ce n'est donc pas là un caractère de Diploglossiné, quoi qu'en disent McDowell et Bogert 1954, p. 105, à propos de Xestops). Chez les genres modernes, les ostéodermes ne sont pas suturés latéralement (malgré l'opinion contraire de McDowell et Bogert), mais ils sont cependant fermement unis à leurs voisins par des fibres conjunctives (voir Schmidt, 1914, fig. X b, p. 86), de sorte que leur isolement présente parfois quelque difficulté. Il y a évidemment corrélation entre la présence de telles ceintures, pratiquement inextensibles, et le développement de replis latéraux cutanés (sans ostéodermes ou à ossifications granulaires) qui permettent unc dilatation du corps. Cette corrélation est en outre attestée par le fait que, lorsque les ostéodermes s'atrophient, notamment chez Abronia (voir Tihen, 1949, 1954), le repli latéral s'atténue.

Les ostéodermes ventraux présentent des caractères analogues mais la pièce médioventrale, trapézoïdale, est élargie en avant et elle chevauche latéralement ses deux voisines. Par ailleurs, les ostéodermes ventraux sont dans l'ensemble plus minces et moins ornementés que les dorsaux.

Dans l'autre groupe (Diploglossinés + Anguinés s.s. = Anguinés s.l.) les ostéodermes ne sont jamais rectangulaires et ne forment pas de bandes transversales nettes. Ils sont imbriqués et disposés généralement en quinconce, comme ceux des Scincidés; la disposition est particulièrement typique chez les Diploglossinés s.s. (fig. 1 Df); elle est moins schématique chez Anguis où l'obliquité des alignements est surtout évidente sur les côtés du corps. Les ostéodermes sont minces (et non « heavy » comme le disent McDowell et Bogert). Au voisinage de la ligne médiane, leur contour est assez régulièrement ovale, à grand axe transversal; mais ils présentent une distorsion qui s'accentue à mesure qu'on s'éloigne de cette ligne. Chaque pièce porte une aire basale lisse en forme de croissant. Cette aire est symétrique sur la ligne médiane; quand on s'en éloigne, elle s'étend sur le côté latéral, mais il ne se différencie pas de véritables facettes de jonction latérales (dues à un bord coupé en biseau). Les ostéodermes restent parfaitement libres les uns des autres et sont faciles à isoler; ils sont mobiles les uns par rapport aux autres, ce qui permet une dilatation du corps sans l'intervention de replis latéraux cutanés.

Ces caractères avaient déjà été vus par Bocourt (1881, pl. 22 i) chez Sauresia sepsoides, chez Diploglossus (Celestus) sagrae et chez Ophiodes striatus. Je les retrouve chez diverses espèces de Diploglossus, Celestus et Ophiodes. Ils s'opposent à ceux que McDowell et Bogert attribuent aux Diploglossinés.

L'ensemble Diploglossus-Ophiodes est particulièrement homogène à cet égard. Dans les deux genres les ostéodermes portent une aire basale limitée postérieurement par un rebord qui, vers son milieu, émet une pointe vers l'arrière (fig. 1 Dm, Ov). Ces ostéodermes comportent des

canaux nourriciers qui s'étendent vers l'avant, où ils forment, sous l'aire basale, un réseau visible par transparence sans qu'il soit besoin de préparation spéciale (voir fig. 2). Celestus présente des ostéodermes de même forme (fig. 1 Cs), mais on n'observe pas de réseau de canaux sous l'aire basale 1. D'après les figures de Bocourt (1881, pl. 22 i, fig. 5), Sauresia se rapprocherait du genre précédent. Je n'ai pas vu Wetmorena et Miss Cochran (1927) ne donne pas d'indication à ce sujet.

Chez Anguis, déjà étudié en détail par Schmidt (1914), la morphologie des ostéodermes est très semblable, mais les pièces sont un peu plus épaisses, et leur aire basale, moins étendue antéro-postérieurement, est limitée par un rebord régulièrement arqué, ne formant pas une pointe médiane vers l'arrière comme chez les formes américaines. Par ailleurs, Schmidt a déjà établi que les ostéodermes d'Anguis sont dépourvus de canaux nourriciers intra-osseux.

Est-il légitime de distinguer Anguinés s.s. et Diploglossinés? Les caractères connus n'autorisent guère cette séparation. En cc qui concerne les ostéodermes, nous avons vu que les différences relevées par McDowell et Bogert sont erronées. Sur cette base, Anguis appartient au même groupe que les Diploglossinés américains, tout en présentant d'indéniables caractères distinctifs (voir fig. 1). Les autres caractères invoqués concernent la forme des dents (aiguës et recourbées chez Anguis), le bord latéral du frontal (un peu plus concave chez Anguis) et la position du bord antérieur du palatin par rapport au vomer et à la fenêtre interptérygoïdienne; le premier n'a guère de valeur, si l'on en juge par la variabilité de la morphologie dentaire dans un même genre d'Anguimorphe (p. ex. Ophisaurus et Varanus); le second et le troisième, beaucoup moins nets que ne le disent McDowell et Bogert, n'ont peut-être pas un poids suffisant pour justifier la création d'une sous-famille.

Il reste évidemment possible qu'une étude anatomique détaillée conduise par la suite à distinguer les Anguinés et les Diploglossinés, qui représentent deux ensembles séparés géographiquement depuis long-temps. Mais les faits actuellement connus n'imposent pas cette distinction qui, pour le moment, apparaît quelque peu prématurée.

Formes fossiles

1º Anguinés s.l. — On connaît des fossiles voisins d'Anguis en Europe depuis l'Oligocène inférieur (études en cours de Max Hecht et R. Hoffstetter sur le Tongrien de Belgique). Par contre aucune forme tétrapode ni aucun fossile américain n'illustre la sous-famille dans nos archives paléontologiques.

^{1.} Cette observation, faite sur le générotypo Celestus striatus Gray, semble concorder avec celles de Grant (1944). A cet égard, l'espèce de la sagra ou sagrae (Cocteau) se distingue de Celestus et s'accorde avec Diploglossus (plus précisément le réseau basal de canaux, très développé dans la région médioventrale, s'efface dans la région latérale, pour réapparaître dans la partie dorsale avec un faible développement); cetto constatation rejoint l'opinion exprimée sur d'autres bases par Brongersma (1946).

2º Gerrhonotinés s.l. — Le genre Xestops (Eocène —? Oligocène d'Amérique du Nord), que McDowell et Bogert attribuent aux Diploglossinés (en en faisant même une sorte de type de la sous-famille) a des ostéodermes rectangulaires, à bords latéraux taillés en biseau. Cette morphologie indique une disposition en bandes transversales, corrélative de la présence d'un repli latéral cutané; elle impose le rattachement du genre aux Gerrhonotinés. La faible courbure du bord latéral du frontal, soulignée par McDowell et Bogert, le sépare effectivement du groupe Peltosaurus-Gerrhonotus, mais on trouve une forme analogue chez Ophisaurus, que les auteurs américains reconnaissent comme un authentique Gerrhonotiné.

Je montionnerai ici la présonce, dans l'Eocène supérieur de Suisse,

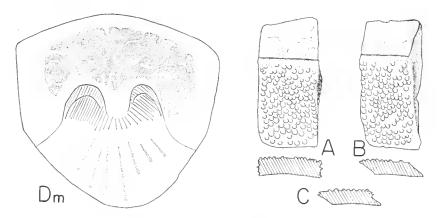


Fig. 2. (à gauche) — Ostéoderme médiodorsal de Diploglossus monotropis Wiegm., montrant le réseau de canaux sous l'aire basale. × 14.
Fig. 3. (à droite) — Ostéodermes d'un Anguidé (cf. Melanosaurus) du Landénien de Dormaal; bords latéraux à indentations (A), en biseau (B) ou intermédiaires (C), coupes semischématiques, × 3,5.

d'un genre inédit très voisin de Xestops (R. Hoffstetter, note présentée à la Société Géologique de France), avec des ostéodermes pratiquement identiques.

Le genre *Peltosaurus* (Paléogène de l'Amérique du Nord) est évidemment très proche de *Gerrhonotus*; ses ostéodermes, rectangulaires sur le tronc, sont ornés de nombreux tubercules; ils se particularisent par le fait que leurs bords latéraux, non amineis ni coupés en biseau, portent des identations qui permettent une véritable suture entre pièces adjacentes, augmentant encore la rigidité des bandes transversales.

Les genres *Placosauriops* et *Placosauroides* (Eocène d'Allemagne), connus par les figures de Kuhn (1940), sont apparenment voisins du précédent.

Melanosaurus (Eocène d'Amérique du Nord), originellement placé dans les Anguidés, a été attribué par McDowell et Boger aux Xénosauridés, puis restitué par Hecht (1959) aux Anguidés. Je souscris entière-

ment à l'opinion de ce dernier auteur. Les ostéodermes, à ornementation granulaire et à sutures latérales, se rapprochent du type Peltosaurus, et rappellent étonnamment ceux du groupe Placosaurus-Glyptosaurus dont il sera question plus loin. Une forme très voisine de Melanosaurus a été découverte récemment dans l'Eocène inférieur de Belgique (travail en cours de M. Hecht et R. Hoffstetter). On en connaît quelques pièces squelettiques et de nombreux ostéodermes. La plupart de eeux-ci répondent à la morphologie eonnue chez Melanosaurus, avec des sutures latérales (fig. 3 A); d'autres ont leurs bords latéraux taillés en biseau (fig. 3 B); d'autres enfin ont une forme intermédiaire (fig. 3 C). Cet exemple significatif montre qu'il n'y a pas d'opposition entre les deux types extrêmes (considérés par McDowell et Bogert comme respectivement caractéristiques des Gerrhonotinés et des Diploglossinés), puisqu'on les retrouve dans une même espèce et vraisemblablement dans un même individu. Il serait même opportun de revoir si la même variation ne se retrouverait pas chez d'autres Anguidés fossiles, notamment chez Melanosaurus, chez Placosaurus-Glyptosaurus, chez Peltosaurus, etc...

Le genre *Propseudopus* (Miocène d'Europe 1) apparaît comme un possible ancêtre direct d'*Ophisaurus*. Il a été distingué par la présence de dents vomériennes plus nombreuses. Il se singularise aussi (observations personnelles sur les fossiles de La Grive-Saint-Alban) par la présence constante d'une crête portée par le supraangulaire. Je l'interprète comme un sous-genre d'*Ophisaurus*.

Parapseudopus (Eocène d'Allemagne) apparaît assez voisin, mais distinct d'Ophisaurus. Ses vertèbres (Kunn, 1940, Taf 1, fig. 2 a) sont plus allongées; ses os céphaliques (ibid., Taf. III, fig. 4) sont beaueoup plus grêles; ses dents sont remarquablement fines, longues et aiguës. Les ostéodermes figurés par Kunn appartiennent malheureusement presque tous à la région eaudale, mais quelques-uns (ibid., Taf. II, fig. 7 et 11), qui paraissent provenir du trone, montrent une forme rectangulaire avec des bords taillés en biseau; ils se distinguent de ceux d'Ophisaurus par une forme plus allongée et une carène plus marquée.

Ophipseudopus et Ophisauriscus (Eoeène d'Allemagne) ne sont illustrés que par les figures — presque illisibles — données par Kuhn (1940). Le premier paraît se rapprocher de Parapseudopus. Le seeond se distingue par la présence de pattes courtes mais complètes ou subcomplètes (Kuhn, 1940, p. 475); il constitue apparemment un genre propre, mais insuffisamment défini.

Reste à considérer le groupe constitué par *Placosaurus* (Eocène d'Europe) et *Glyptosaurus* (Eocène-Oligocène d'Amérique du Nord, Eocène de Mongolie). Les deux genres, évidenment voisins ou identiques, ont été maintenus distinets pour des raisons géographiques (cc qui n'a aucune valeur, puisque les découvertes récentes montrent de plus en plus de points communs entre les faunes lacertiliennes de l'Amérique du Nord et de l'Europe à l'Eocène). Mais jusqu'à présent, aucun earactère diffé-

^{1.} G. de Stefano et O. Kuhn ont aussi signalé ce genre dans l'Éocène, mais sans bases convaincantes.

rentiel n'a été relevé entre les deux genres, qui sont probablement synonymes ¹. Il est évident qu'on ne peut en séparer *Placotherium* (de toute façon synonyme de *Loricotherium* Weigelt 1929), nom sous lequel Kuhn (1940) décrit les ostéodermes nueaux et céphaliques de l'animal dont les ostéodermes dorsaux sont désignés comme *Placosaurus weigelti*! Rappelons aussi que *Proiguana* (fondé sur des mâchoires) et *Necrodasypus* (fondé sur un revêtement ostéodermique erânien) tombent dans la synonymie de *Placosaurus*.

Tout cet ensemble, probablement monogénérique, ne se distingue guère des Gerrhonotinés s.s. que par les ostéodermes du plafond crânien qui forment une mosaïque irrégulière de pièces hexagonales subégales (un peu comme chez les Hélodermatidés). Par contre, les ostéodermes dorsaux et bien des pièces squelettiques rappellent étonnamment ceux de Melanosaurus et paraissent indiquer une parenté assez proche. Il semble done difficile d'admettre une sous-famille des Placosaurinés (ou Glyptosaurinés), distincte de celle des Gerrhonotinés.

Institut de Paléontologie du Muséum.

BIBLIOGRAPHIE

- Bocourt (F.), 1881. Observations générales sur la famille des Scincoïdiens. In Dumérie (A.), Bocourt (F.) et Moquard (F.): Études sur les Reptiles et les Batraciens. Miss. Sci. Mex., Part. 3, Sect. 1, Livr. 7, pp. 476-481, pl. 22i-22j.
- Boulenger (G. A.), 1885. Catalogue of the Lizards of the British Museum (N. H.), vol. II, 2d ed. [Anguidae, pp. 265-298, pl. XV-XVII].
- Brongersma (L. D.), 1946. Note on Celestus de la sagra (Cocteau). Zool. Med., Dl. 26, pp. 247-248, 1 fig.
- Cochran (D. M.), 1927. A new genus of Anguid Lizards from Haiti. Proc. Biol. Soc. Washington, vol. 40, pp. 91-92.
- Grant (Chapman), 1944. Scale structure in Jamaican Lizards of the genus Celestus. Copeia, 1944, pp. 101-111, fig. 1-9.
- Hеснт (М. К.), 1959. Amphibians and Reptiles. In McGrew (P. O.): The Geology and Paleontology of the Elk Mountain and Tabernacle Butte area, Wyoming. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 117, pp. 130-146, 2 fig., pl. 50-57.
- Hoffstetter (R.), 1942. Sur les restes de Sauria du Nummulitique européen rapportés à la famille des Iguanidae. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (2), t. 14, n° 3, pp. 233-240.
- HOFFSTETTER (R.), 1955. Squamates de type moderne. Traité de Paléontologie (Dir. J. Piveteau), t. V, pp. 606-662, 26 fig. Paris (Masson).
- Hoffstetter (R.), sous presse. Revue des récentes acquisitions concernant

^{1.} Jo ne comprends pas pourquoi Kuhn attribue certains fossiles allemands au gonre Glyptosaurus. L'Anguidé du Geiseltal désigné par lui (Kuhn, 1940, p. 481, Taf. VIII, fig. 6) comme « cf. Glyptosaurus hillsi Gilm. » présente des ostéodermes très différents de ceux du groupo Placosaurus-Glyptosaurus. Rien ne permet non plus d'affirmer que « Glyptosaurus » walbeckensis Kuhn 1940 appartient à ce dernier groupe.

- l'histoire et la systématique des Squamates. Colloque Intern. Paleont. (C.N.R.S., Paris, 1961).
- HOFFSTETTER (R.), sous presse. Additions à la faunc reptilienne de l'Eocène supérieur de Mormont-Saint-Loup (Suisse). Résumé : C. R. S. Soc. Géol. France, 1962, fasc. 3, p. 92. Note : Bull. Soc. Géol. France (7e série), t. IV.
- Kuhn (O.), 1940. Die Placosauriden und Anguiden aus dem mittleren Eozän des Geiseltales. Nova Acta Leop. (N.F.), Bd. 8, Nr. 53, pp. 461-486, Taf. I-X.
- McDowell (S. B.) & Bogert (Ch. M.), 1954. The systematic position of Lanthanotus and the affinities of the Anguinomorphan Lizards. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 105, art. 1, 142 p., 43 fig., 16 pl.
- Schmidt (W. J.), 1914. Studien am Integument der Reptilien. V. Anguiden. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 38, pp. 1-102, fig. A-Z, Taf. 1-6.
- Stebbins (R. C.), 1958. A new Alligator Lizard from the Panamint Mountains, Inyo County, California. Amer. Mus. Novit., no 1883, 27 p., 6 fig.
- Tihen (J. A.), 1949. The genera of Gerrhonotine Lizards. Amer. Midland Naturalist, vol. 41, no 3, pp. 580-601, 12 fig.
- Tihen (J. A.), 1954. Gerrhonotine Lizards recently added to the American Museum collection, with further revisions of the genus Abronia. Amer. Mus. Novit., no 1687, 26 p., 7 fig.